

# Les proies choisissent-elles des domaines de chasse vacants pour minimiser une menace multi-prédateurs ?



Michel T. Kohl, Toni K. Ruth, Matthew C. Metz, Daniel R. Stahler, Douglas W. Smith, P.J. White, and Daniel R. MacNulty

## Résumé

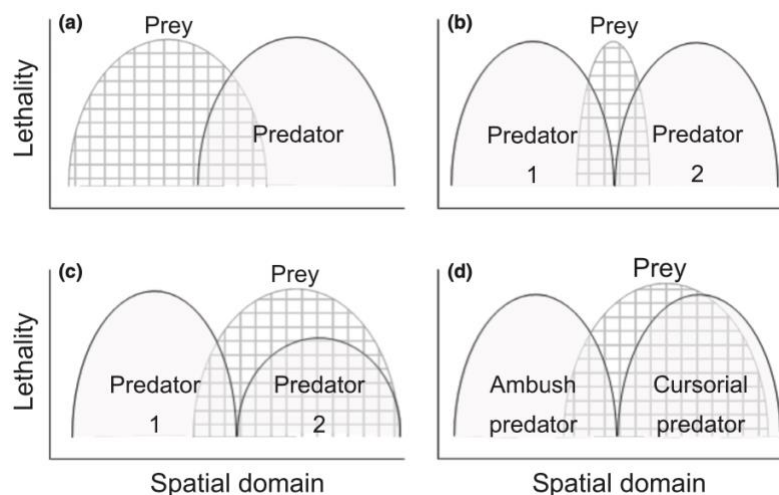
De nombreux écosystèmes contiennent des espèces de prédateurs sympatriques qui chassent dans des lieux et à des moments différents. Nous avons testé si cela fournit des domaines de chasse vacants, des lieux et des moments où et quand les prédateurs sont les moins actifs, que les proies utilisent pour minimiser les menaces de plusieurs prédateurs simultanément. Nous avons mesuré la réaction des wapitis du nord du Yellowstone (*Cervus elaphus*) face aux loups (*Canis lupus*) et aux cougars (*Puma concolor*), et nous avons constaté que les wapitis choisissaient des zones en dehors des domaines à haut risque des deux prédateurs, conformément à l'hypothèse du domaine vacant. Cela permet aux wapitis d'éviter un prédateur sans nécessairement augmenter leur exposition à l'autre. Nos résultats démontrent comment le cycle journalier peut servir d'axe clé du domaine de chasse des prédateurs que les proies exploitent pour gérer le risque de prédation provenant de sources multiples. Nous soutenons qu'un cadre spatio-temporel multi-prédateur est vital pour comprendre les causes et les conséquences de la réponse spatiale des proies au risque de prédation dans des environnements avec plus d'un prédateur.

## INTRODUCTION

L'influence des prédateurs sur l'utilisation de l'espace par les proies est un mécanisme clé par lequel les prédateurs structurent les réseaux alimentaires et modifient la fonction des écosystèmes. Cependant, une grande partie de ce que l'on sait sur la façon dont les proies répondent spatialement aux prédateurs provient d'études qui considèrent les effets d'une seule espèce de prédateur. Une conclusion commune est que les proies évitent les endroits où le prédateur est le plus abondant ou le plus mortel (Fig. 1a) (Lima & Dill 1990 ; Lima 1998a ; Brown et al. 1999). On connaît moins les effets de multiples espèces de prédateurs sur la sélection de l'habitat des proies. Ceci est problématique car presque toutes les proies vivent avec plus d'un prédateur (Relyea 2003 ; Schmitz 2007 ; Say-Sallaz et al. 2019), et la façon dont les proies répondent spatialement aux prédateurs multiples peut modifier l'impact des prédateurs sur les populations de proies et les communautés écologiques. Par exemple, si l'évitement d'un prédateur par les proies entraîne une plus grande exposition à un autre prédateur et vice versa (Charnov et al. 1976), la mortalité totale des proies peut dépasser la somme de tous les taux de mortalité spécifiques des prédateurs (c'est-à-dire une prédation synergique ; Sih et al. 1998).

Les hypothèses standard sur la façon dont les proies naviguent dans des environnements à prédateurs multiples se concentrent sur la façon dont les proies se positionnent par rapport aux domaines spatiaux des différentes espèces de prédateurs. Les proies peuvent choisir : (1) l'écart entre les domaines spatiaux des prédateurs où la létalité (i.e., probabilité instantanée de mortalité

causée par le prédateur) des deux prédateurs est la plus faible (Fraser et al. 2004 ; Cresswell & Quinn 2013 ; Fig. 1b) ; (2) le domaine spatial de l'espèce de prédateur la moins létale (Relyea 2003 ; Morosinotto et al. 2010 ; Fig. 1c) ; ou (3) le domaine spatial du prédateur cursif, en supposant qu'il laisse trop peu d'indices environnementaux fiables pour justifier l'évitement (Schmitz et al. 2004 ; Preisser et al. 2007 ; Fig. 1d). Nous les appelons respectivement les hypothèses du « vide », de la « létalité » et du « mode de chasse ». Ces hypothèses ont fourni un cadre productif pour explorer la réponse spatiale des proies à de multiples prédateurs, mais elles négligent la dimension temporelle du domaine de chasse du prédateur et la façon dont il peut fournir un refuge supplémentaire contre la prédation (Kronfeld-Schor & Dayan 2003). Nous définissons le « domaine de chasse du prédateur » comme le(s) lieu(x) et le(s) moment(s) où et quand un prédateur tue sa proie.

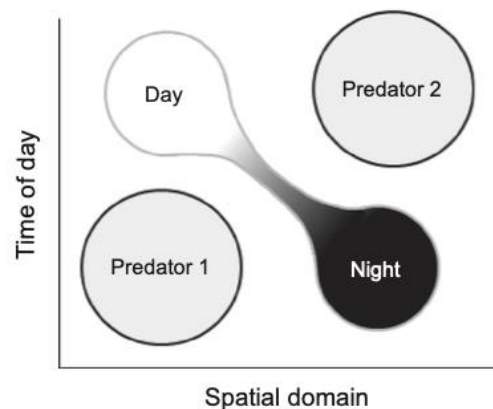


**Figure 1.** Hypothèses standard sur la façon dont les proies évitent spatialement les prédateurs. Dans les systèmes à prédateur unique, les proies choisissent le domaine spatial où le prédateur est le moins létal (a). Dans les systèmes multi-prédateurs, les proies choisissent l'écart entre les domaines spatiaux des prédateurs où la létalité des deux prédateurs est la plus faible (b), le domaine spatial du prédateur le moins létal (c), ou le domaine spatial du prédateur curseur spatialement imprévisible (d). Nous appelons (b)-(d) les hypothèses de « gap », « létalité » et « mode de chasse ». Les zones ombragées et hachurées identifient les domaines des prédateurs et des proies, respectivement

Le temps est un axe de niche clé que les prédateurs utilisent pour minimiser la compétition interspécifique à travers le cycle journalier (24 heures) (Ross 1986 ; Cozzi et al. 2012 ; Monterroso et al. 2013). La ségrégation des espèces de prédateurs dans l'espace et à travers le cycle journalier augmente le nombre de domaines de chasse potentiels. Par exemple, dans un système comportant deux domaines spatiaux (par exemple, la forêt et la prairie), l'ajout de deux domaines temporels (par exemple, la nuit et le jour) double le nombre de domaines de chasse potentiels disponibles pour les espèces prédatrices en interaction compétitive. Cela double également le nombre de refuges potentiels pour les proies. Plus précisément, tout domaine de chasse non rempli (ou peu occupé) constitue un refuge prévisible contre la prédation dans les environnements où chaque domaine spatial est occupé par une espèce prédatrice. Les espèces proies vivant dans de tels environnements peuvent donc choisir des domaines de chasse vacants comme stratégie pour minimiser le risque de prédation (Fig. 2).

Nous avons testé dans quelle mesure les wapitis (*Cervus elaphus*) ont sélectionné des domaines de chasse vacants pour éviter la prédation des loups (*Canis lupus*) et des cougars (*Puma concolor*) dans le nord du parc national de Yellowstone (YNP). Les loups sont des prédateurs cursoriels qui tuent principalement dans des zones plates et ouvertes le matin et au crépuscule (Kauffman et al. 2007 ; Kohl et al. 2018), tandis que les cougars sont des prédateurs de type « repérer-traquer/embuscade »

qui tuent principalement dans des zones forestières topographiquement accidentées la nuit (Murphy et al. 1998 ; Ruth et al. 2019). Nous avons prédit que les wapitis choisissaient les zones plates et ouvertes la nuit (domaines nuit-plat et nuit-ouvert), et les zones forestières accidentées le jour (domaines jour-accidenté et jour-forêt). Nous avons étudié la sélection de l'habitat du wapiti en hiver, lorsque les loups et les cougars étaient les seuls grands prédateurs du wapiti à l'intérieur du YNP (Evans et al. 2006 ; Barber-Meyer et al., 2010), et pendant une période (2001-2004) où les densités des deux prédateurs étaient les plus élevées (Cubaynes et al. 2014 ; Ruth et al. 2019). Nos résultats apportent un nouvel éclairage sur la façon dont de multiples prédateurs peuvent conduire la sélection de l'habitat des proies dans un environnement riche en prédateurs, et sur la façon dont les proies peuvent minimiser ces multiples menaces simultanément.



**Figure 2.** Hypothèse du domaine de chasse vacant. Pour éviter de multiples espèces de prédateurs, les proies peuvent choisir des lieux et des moments de la journée où les prédateurs tuent rarement les proies (transition du blanc au noir). Les cercles grisés représentent les différents domaines de chasse de deux espèces de prédateurs différentes

## MATÉRIAUX ET MÉTHODES

### Zone d'étude

Notre étude s'est déroulée dans l'aire d'hivernage des wapitis du nord de Yellowstone (ci-après, le nord de Yellowstone). Cette zone de 1520 km<sup>2</sup> est constituée de prairies et de steppes arbustives de faible altitude (1500-2600 m) qui s'étendent en éventail depuis la rivière Yellowstone et ses affluents le long de la frontière nord du parc national de Yellowstone et des zones adjacentes du Montana (Lemke, Mack & Houston 1998). Environ 65% (995 km<sup>2</sup>) de l'aire d'hivernage est située dans le parc (ci-après, le nord du YNP). La plupart des données de notre étude ont été collectées dans le nord du YNP (Fig. 1, 2 de l'Annexe S1) car les loups y étaient concentrés (Stahler et al. 2016).

### Population étudiée

Nous avons analysé le comportement de sélection de l'habitat de 27 wapitis femelles adultes (> 1 an) de la population de wapitis du nord de Yellowstone, qui occupe annuellement l'aire d'hivernage du 15 octobre au 31 mai environ. Cette population a varié d'environ 10 700 à 17 600 individus pendant l'étude (Tallian et al. 2017). Les wapitis femelles adultes ont été équipés de collier GPS qui recueillaient les emplacements à intervalles de 4 à 6 heures. Nous avons limité notre analyse aux localisations hivernales recueillies du 1<sup>er</sup> novembre au 30 avril. L'annexe S1 : la Figure 1 illustre la distribution spatiale de ces données.

L'abondance des loups dans le nord du YNP se situait entre 70 et 98 individus répartis dans 4 à 8 meutes (nombre moyen d'individus par meute = 8,36 ; SE = 0,90). Chaque hiver, 20 à 30 loups (35

à 40% de la population de loups du nord du YNP), dont 30 à 50% des petits nés l'année précédente, ont été capturés et équipés de collier-radio VHF ( $n = 72$  [11 meutes uniques], 2000-2004) ou GPS ( $n = 21$  [12 meutes uniques], 2004-2013 ; Smith et al. 2004). Les effectifs de cougars variaient entre 26 et 42 individus (Ruth et al. 2019). Nous avons suivi 54 (27 femelles, 27 mâles) cougars adultes et subadultes indépendants munis de colliers radio (68-93% de la population adulte estimée de cougars ; Ruth et al. 2011), dont six individus munis de colliers GPS qui ont fait l'objet de notre analyse d'activité.

### **Échantillonnage de la prédation**

Nous avons recherché les wapitis tués par des loups (Fig. 2a dans l'Annexe S1) et des cougars (Fig. 2b dans l'Annexe S1) du 1<sup>er</sup> novembre au 31 mai en suivant par radio les loups et les cougars munis de colliers VHF et GPS. Nous avons exclu les wapitis mâles adultes de notre analyse parce que les loups ont tué des wapitis mâles et femelles dans différentes zones (Kohl et al. 2018), et parce que les données GPS n'étaient pas disponibles pour évaluer la sélection de l'habitat des mâles. Nous avons analysé les wapitis tués par des loups ( $n = 400$  femelles adultes et faons) collectés du 01 novembre 2000 au 31 mai 2004 pour correspondre aux hivers au cours desquels nous avons suivi les wapitis. Nous avons analysé les wapitis tués par des cougars ( $n = 257$  femelles adultes et faons) collectés pendant l'hiver sur une période plus longue (avril 1998 à mai 2005) afin de maximiser la taille de l'échantillon (Annexe S2).

### **Variation spatiale du risque de prédation**

Nous avons utilisé la rugosité topographique (Fig. 3a de l'Annexe S1) et l'ouverture de la végétation (Fig. 3b de l'Annexe S1) comme indices distincts de la variation spatiale du risque de prédation par les loups (Creel et al. 2005 ; Fortin et al. 2005 ; Mao et al. 2005 ; Kohl et al. 2018) et les cougars (Atwood et al. 2009 ; Bartnick et al. 2013). Nous n'avons pas considéré la récolte humaine comme une source importante de risque de prédation, car seulement 1,8% de tous les emplacements de wapitis et un seul des 27 wapitis munis d'un collier se trouvaient en dehors du YNP. Nous n'avons pas non plus pris en compte les effets d'autres covariables spatiales sur la sélection de l'habitat du wapiti. Néanmoins, l'ouverture indique de manière plausible l'influence de la disponibilité du fourrage, de la couverture thermique et du risque de prédation sur la sélection de l'habitat du wapiti.

Nous avons développé et analysé des cartes uniques de l'ouverture et de la rugosité car aucune d'entre elles n'a varié pendant la période d'étude. Les deux indices de risque spatial (maille de  $30 \times 30$  m) ont été développés à l'aide de l'outil Focal du package raster de R 3.2.3. L'ouverture et la rugosité n'étaient pas fortement corrélées (coefficient de corrélation de Pearson,  $r = -0,18$ ). Nous avons calculé l'ouverture (plage 0 [forêt dense] - 289 [prairie ouverte]) comme la somme des cellules non boisées dans une fenêtre mobile de  $500 \times 500$  m centrée sur chaque cellule de la grille selon Boyce et al. (2003) en utilisant les données du programme LANDFIRE en 2001 (Fig. 4 dans l'Annexe S1). Nous avons calculé la rugosité (plage 0 [plat]-1114 [falaise]) comme la somme de la valeur absolue de la différence d'élévation entre chaque cellule de la grille et les huit voisins environnants (fenêtre  $3 \times 3$ ) selon les critères développés pour les cougars de Yellowstone (Ruth et al. 2019).

Pour déterminer si l'ouverture et la rugosité étaient des indices valables du risque de prédation, nous avons modélisé séparément la probabilité relative d'un wapiti tué par un loup ou un cougar (femelles adultes et faons uniquement) en fonction de l'ouverture ou de la rugosité en utilisant un

cadre de fonction de sélection des ressources (RSF ; Manly et al. 2002). Nous avons analysé les RSFs des loups et des cougars à l'aide d'un modèle additif généralisé (GAM) afin de prendre en compte les effets non linéaires potentiels de l'ouverture et de la rugosité sur la probabilité d'une capture à un endroit donné (Annexe S2).

### **Modèles d'activité journalier**

Nous avons utilisé la vitesse de déplacement pour indexer les schémas d'activité diurne des loups et des cougars car la vitesse de locomotion est un proxy valide pour les schémas d'activité diurne chez les grands mammifères (Ensing et al. 2014 ; Vander Vennen et al. 2016). En outre, les ongulés, y compris les wapitis, sont sensibles aux variations temporelles de la locomotion des prédateurs (Fröhlich et al. 2012 ; Kohl et al. 2018). Pour les loups, nous avons estimé le taux de déplacement à chaque heure de la journée à partir des positions hivernales horaires de 21 animaux munis de colliers GPS au cours de la période 2004-2013.

Pour les cougars, nous avons estimé le taux de déplacement à chaque heure de la journée à partir des positions hivernales recueillies à intervalles de 3 heures auprès de 6 individus munis de colliers GPS (2 femelles, 4 mâles) entre 2001 et 2006. Le taux de déplacement est égal à la distance euclidienne du pas de temps précédent de 5 heures pour les loups et de 6 heures pour les cougars, car ces intervalles correspondent le plus étroitement à l'intervalle de 5 heures entre des localisations consécutives de wapitis. Nous avons sous-échantillonné les données sur les loups et les cougars pour qu'elles correspondent aux données sur les wapitis en retenant un emplacement de loup sur cinq ou un emplacement de cougar sur deux. Nous n'avons utilisé que les emplacements consécutifs de 5 ou 6 heures pour calculer les taux de déplacement.

Nous avons modélisé le taux de mouvement journalier moyen en appliquant un modèle mixte additif généralisé (GAMM) aux longueurs de pas de 5 heures pour les loups et de 6 heures pour les cougars. Pour les loups, nous n'avons pas pu distinguer la variation individuelle et annuelle de l'activité diurne en raison de la petite taille des échantillons au sein des années (Kohl et al. 2018). Pour les cougars, nous avons inclus un effet fixe pour le sexe afin de tenir compte des différences potentielles de taux de déplacement entre les mâles et les femelles (Wang et al. 2015 ; annexe S2).

### **Sélection de l'habitat du wapiti**

Pour chaque indice de risque spatial (ouverture et rugosité), nous avons évalué des modèles qui testaient si la sélection des wapitis pour les endroits risqués et sûrs était (1) indépendante de l'activité des loups et des cougars (modèles « espace seulement »), (2) dépendante de l'activité des loups ou des cougars (modèles « espace × activité à prédateur unique »), ou (3) dépendante de l'activité des loups et des cougars (modèles « espace × activité à prédateurs multiples »). Les modèles d'activité × spatial comprenaient des termes pour l'interaction entre le risque spatial et le taux de déplacement diurne moyen des loups et/ou des cougars. Ces modèles ont donc évalué comment la sélection des wapitis pour les endroits risqués et sûrs à la fin d'une étape de déplacement de 5 heures était affectée par le taux de déplacement moyen des prédateurs pendant cette étape. Les cougars mâles et femelles présentant des schémas d'activité diurne différents (voir Résultats), nous avons spécifié des modèles distincts pour les effets des cougars mâles et femelles. Nos modèles multi-prédateurs n'ont pris en compte que les loups et les cougars mâles car les schémas d'activité moyens des loups et des cougars femelles étaient colinéaires (Annexe S2).

Pour chaque modèle, nous avons testé différentes formes de la relation entre la sélection de l'habitat et le risque spatial afin de tenir compte de la façon dont le wapiti tolère de faibles niveaux de risque spatial (Kohl et al. 2018). Plus précisément, nous avons testé un seuil de réponse dans la sélection de l'habitat du wapiti en comparant les modèles avec un effet linéaire pour le risque spatial aux modèles avec un effet de seuil spécifié par deux splines linéaires. Nous avons effectué une recherche sur grille des modèles candidats pour déterminer la présence et la position des seuils (Annexe S2) et identifié le modèle le mieux ajusté à l'aide de la quasi-vraisemblance sous critères d'indépendance (QIC ; Pan 2001). Nous avons effectué une validation croisée à 5 reprises ( $n = 1000$ ) pour un modèle de fonction de sélection par étapes afin d'évaluer la précision prédictive de chaque modèle le mieux ajusté (Boyce et al. 2002). Les corrélations moyennes de rang de Spearman ( $r_s$ )  $> 0,70$  indiquent une adéquation satisfaisante des modèles aux données (Boyce et al. 2002).

### **Visualisation de la sélection des wapitis pour les domaines de chasse vacants**

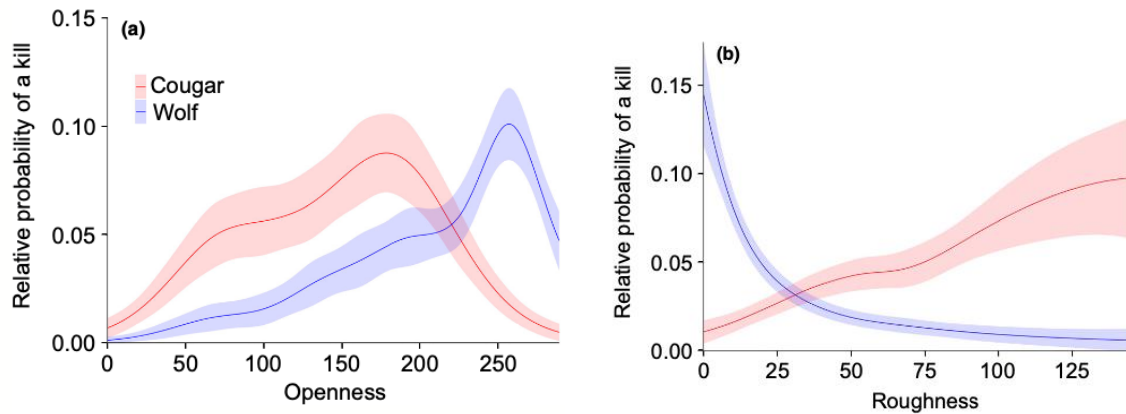
Nous avons utilisé nos modèles de taux de déplacement journalier des prédateurs et de probabilité spatiale de tuer pour visualiser les domaines de chasse du cougar et du loup. Le domaine de chasse du cougar est basé sur l'activité des mâles et les captures des mâles et des femelles. Nous avons exclu l'activité des femelles parce qu'elle était un mauvais prédicteur de la sélection de l'habitat du wapiti (voir Résultats), et nous avons inclus les captures des deux sexes parce que leurs distributions spatiales concernant l'ouverture et la rugosité étaient similaires (Annexe S3). En utilisant les valeurs moyennes prédites du taux de déplacement journaliers des prédateurs et de la probabilité spatiale de tuer, nous avons calculé des ellipses spécifiques au percentile pour illustrer le domaine de chasse de chaque prédateur. L'ellipse du 90<sup>e</sup> centile indique les lieux et les moments où le risque de prédation est le plus élevé. Nous avons superposé les ellipses sur un tracé de contour de la sélection de l'habitat du wapiti en fonction du risque spatial (ouverture et rugosité) et de l'heure de la journée pour révéler dans quelle mesure le wapiti sélectionne les domaines de chasse vacants (voir annexe S2). Cela a permis de visualiser la sélection de l'habitat du wapiti par rapport aux domaines de chasse des loups et des cougars mâles, ce qui était comparable à l'hypothèse du domaine vacant illustrée à la Figure 2. Notre visualisation suppose qu'il existe des zones dans la zone d'étude où toutes les valeurs possibles d'ouverture (0-289) ou de rugosité (0-150) sont accessibles à un wapiti dans un pas de déplacement de 5 heures. Nous démontrons la validité de cette hypothèse dans l'Annexe S2.

## **RÉSULTATS**

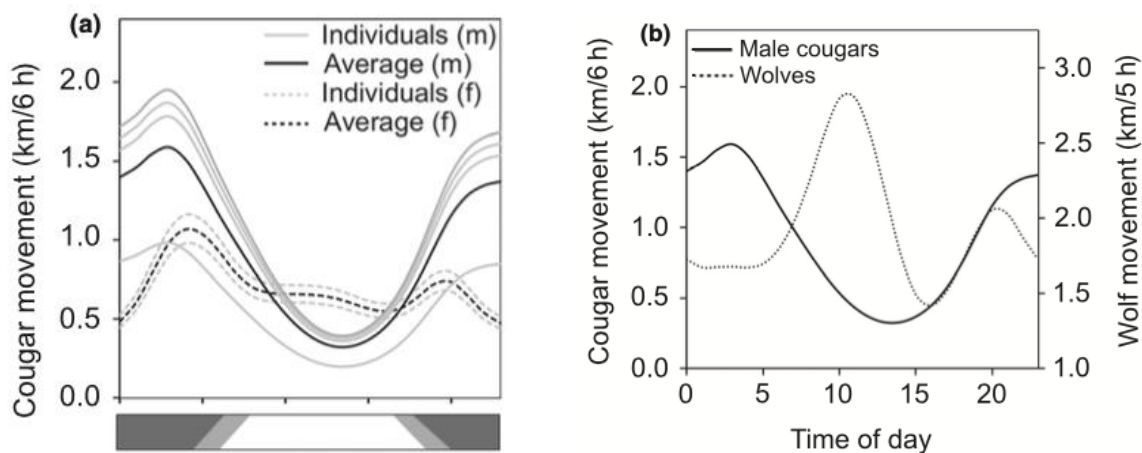
### **Domaines de chasse**

Les loups et les cougars ont chassé les wapitis (femelles adultes et faons) dans différents endroits et à différents moments de la journée. Les cougars ont principalement tué des wapitis dans des zones modérément boisées et accidentées, **tandis que les loups ont tué des wapitis dans des zones ouvertes et plates** (Fig. 3). Et alors que les cougars, notamment les mâles, chassaient principalement la nuit, **les loups chassaient principalement le matin et au crépuscule** (Fig. 4 ; Annexe S4). Le modèle d'activité journalier des cougars mâles était unimodal avec un seul pic d'activité à 03h00 (Fig. 4a). Les cougars femelles présentaient un schéma bimodal, avec des pics d'activité comparativement plus faibles vers 04h00 et 20h00 (Fig. 4a). Le schéma d'activité des loups était également bimodal avec des pics d'activité à 10h00 et 20h00 (Fig. 4b). Ensemble, les cougars chassant la nuit dans des forêts accidentées et les loups chassant de jour (matin/crépuscule) dans des zones ouvertes plates ont indiqué quatre domaines de chasse vacants : « nuit-ouvert », « nuit-plat », « jour-rugueux » et « jour-forêt ».





**Figure 3.** Distribution spatiale des wapitis (femelles adultes et faons) tués par des loups (2000-2004) et des cougars (1998-2006) pendant l'hiver dans le nord du parc national de Yellowstone par rapport à l'ouverture de la végétation (a) et à la rugosité topographique (b). Les lignes représentent les valeurs ajustées avec des intervalles de confiance à 95% (zones ombrées) provenant de quatre modèles additifs généralisés distincts (Annexe S2).



**Figure 4.** Schéma d'activité diurne des cougars et des loups pendant l'hiver dans le nord du parc national de Yellowstone. Taux de déplacement moyen sur 6 heures de 6 cougars munis de colliers GPS (2 F, 4 M) et moyennes de population spécifiques au sexe prédites par un modèle mixte additif généralisé (a). Taux de déplacement moyen prédit sur 6 heures des cougars mâles (ordonnée de gauche) par rapport au taux de déplacement moyen prédit sur 5 heures des 21 loups équipés de colliers GPS (ordonnée de droite) (b). Les barres représentent les périodes de jour (blanc), de nuit (noir) et d'aube/crépuscule (gris) du 15 novembre au 15 avril

### Sélection de l'habitat du wapiti

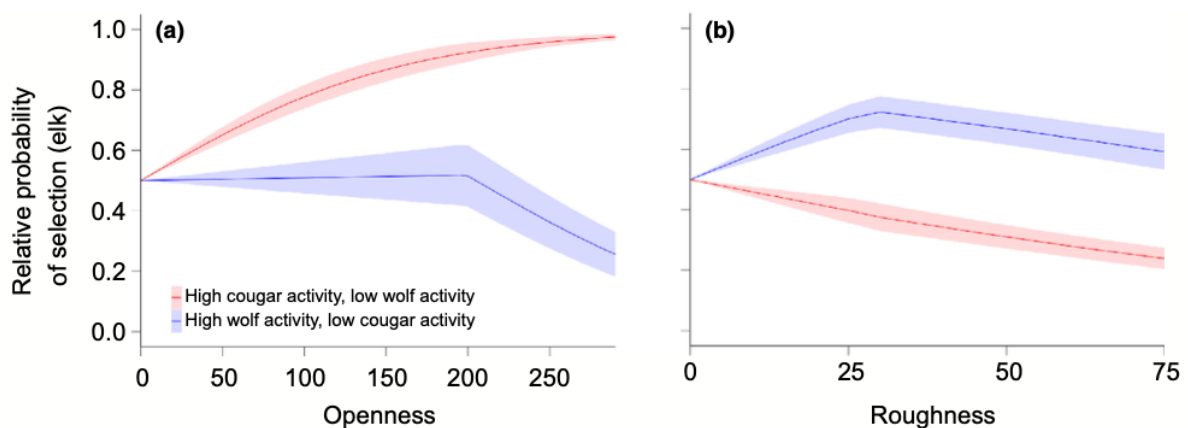
L'effet du risque spatial sur la sélection de l'habitat du wapiti était non linéaire. Pour chaque indice de risque spatial (ouverture, rugosité), le modèle supérieur à espace seul comprenait une spline linéaire pour le risque spatial (Annexes S5, S6), indiquant un **seuil** à partir duquel l'effet du risque spatial sur la sélection de l'habitat change. Les preuves contre un modèle décrivant une relation linéaire simple entre le risque spatial et la sélection de l'habitat étaient fortes pour l'ouverture ( $\Delta\text{QIC} = 37,3$  ; Annexe S5) et la rugosité ( $\Delta\text{QIC} = 89,2$  ; Annexe S6).

L'appui pour les principaux modèles à espace seul était considérablement plus faible par rapport aux modèles à prédateur unique qui incluaient des interactions entre l'espace et l'activité entre le taux de mouvement diurne moyen des cougars (ou des loups) mâles et les splines linéaires pour l'ouverture ( $\Delta\text{QIC} = 342,4-360,6$  ; Annexe S5) ou la rugosité ( $\Delta\text{QIC} = 34,5-111,3$  ; Annexe S6). Des modèles similaires incluant le taux de déplacement diurne moyen des cougars femelles différaient peu du modèle supérieur d'espace seul (ouverture :  $\Delta\text{QIC} = 2,6$  ; rugosité :  $\Delta\text{QIC} = 0,7$  ;

Annexes S5, S6), ce qui indique un effet minime, voire nul, des cougars femelles sur la sélection de l'habitat du wapiti. L'appui aux modèles à prédateur unique du loup était également nettement plus faible que celui des modèles à prédateur unique du cougar mâle (ouverture :  $\Delta\text{QIC} = 18,3$  ; rugosité :  $\Delta\text{QIC} = 76,8$  ; annexes S5 et S6). Ceci suggère que les cougars mâles ont un effet singulier plus fort sur la sélection de l'habitat du wapiti que les loups.

Cependant, le soutien du modèle à prédateur unique, le cougar mâle, était nettement plus faible que les modèles à prédateurs multiples qui incluaient également l'activité des loups (ouverture :  $\Delta\text{QIC} = 38,7$  ; rugosité :  $\Delta\text{QIC} = 10,9$  ; Annexes S5, S6). Cela suggère que les wapitis ont réagi simultanément aux deux prédateurs. Le soutien des modèles qui incluaient l'activité des cougars mâles et femelles était plus faible que celui des modèles les mieux adaptés qui incluaient l'activité des cougars mâles et des loups (ouverture :  $\Delta\text{QIC} = 13,5$  ; rugosité :  $\Delta\text{QIC} = 1,9$  ; Annexes S5, S6). La validation croisée quintuple a révélé une forte corrélation entre les valeurs observées et prédites pour ces modèles les mieux adaptés (ouverture :  $r_s = 0,98$  ; rugosité :  $r_s = 0,95$ ). Des corrélations de cette ampleur indiquent que ces modèles étaient fiables.

Les coefficients des modèles les mieux ajustés (Annexe S7) indiquent que lorsque l'activité du cougar mâle est élevée et celle du loup faible, les wapitis choisissent les zones ouvertes (Figure 5a, ligne rouge) et évitent les zones rugueuses (Figure 5b, ligne rouge). Inversement, lorsque l'activité des loups était élevée et celle des cougars mâles faible, les wapitis évitaient les zones les plus ouvertes (Fig. 5a, ligne bleue : branche descendante) et choisissaient les zones plus rugueuses (Fig. 5b, ligne bleue : branche ascendante). Le passage subséquent à l'évitement avec des niveaux croissants de rugosité (Fig. 5b, ligne bleue : branche descendante) peut refléter une réponse latente aux cougars femelles. Les femelles étaient plus actives que les mâles lorsque l'activité des loups était élevée (Fig. 4a), et le niveau de rugosité où la sélection passe à l'évitement correspond approximativement au point au-delà duquel la probabilité de prédation des cougars dépasse celle de la prédation des loups (Fig. 3b).

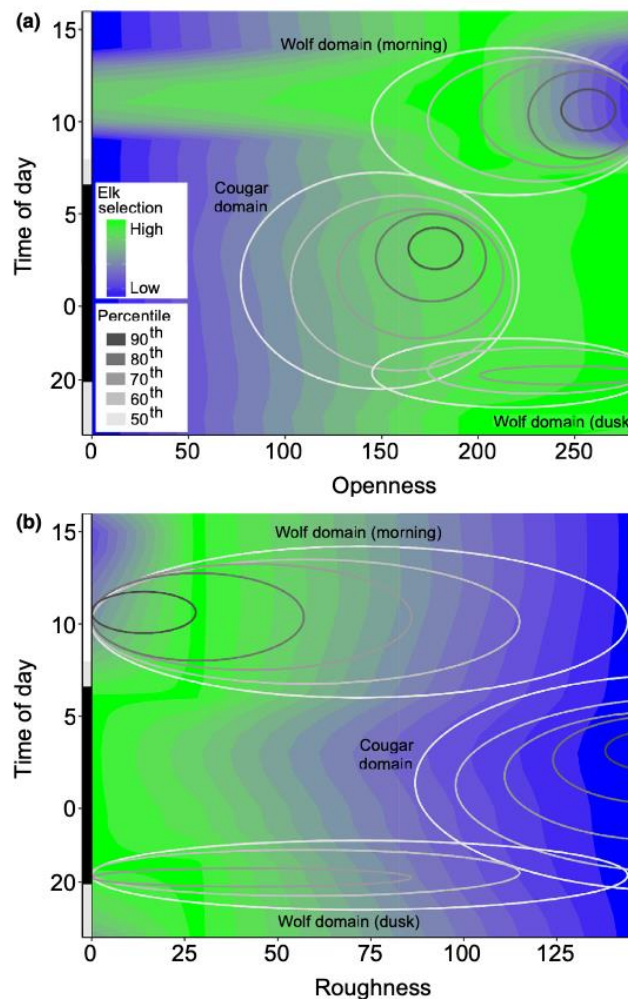


**Figure 5.** Effets de l'activité diurne des prédateurs (taux de déplacement prévus des loups et des cougars [Fig. 4b]) sur la sélection de l'habitat du wapiti dans le nord du parc national de Yellowstone, 2001-2004. La ligne rouge indique que lorsque l'activité des cougars était élevée (1,59 km/6-h) et celle des loups faible (1,42 km/5-h), les wapitis ont choisi les zones ouvertes (a) et ont évité les zones accidentées (b). La ligne bleue indique que lorsque l'activité du loup était élevée (2,80 km/5-h) et celle du cougar faible (0,33 km/6-h), les wapitis évitaient les zones ouvertes > 199 (a) et choisissaient les zones rugueuses < 28 (b). Les lignes représentent les valeurs ajustées moyennes de la population avec des intervalles de confiance à 95% (zones ombrées) provenant des modèles d'activité multi-prédateurs les mieux ajustés (Annexe S7)



## Sélection des domaines de chasse vacants pour les prédateurs

La Figure 6 illustre les quatre domaines de chasse vacants : forêt de jour ( $< \sim 200$  d'ouverture), forêt de nuit ( $> \sim 200$  d'ouverture) (Figure 6a), forêt de jour ( $> \sim 75$  de rugosité) et forêt de nuit ( $< \sim 75$  de rugosité) (Figure 6b). Le modèle le mieux ajusté pour l'ouverture (Annexe S7a) indique que le wapiti a choisi les domaines de la forêt de jour et de l'ouverture de nuit (Figure 6a), et le modèle le mieux ajusté pour la rugosité (Annexe S7b) indique que le wapiti a choisi le domaine du plat de nuit mais pas celui du rugueux de jour (Figure 6b). Pendant la journée, les wapitis ont eu tendance à choisir des zones plus rugueuses en dehors du domaine le plus risqué pour les loups (90<sup>e</sup> percentile) et dans les domaines les moins risqués pour les loups (70-80<sup>e</sup> percentile).



**Figure 6.** Sélection de l'habitat du wapiti par rapport aux domaines de chasse du loup et du cougar en fonction de l'ouverture de la végétation (a) et de la rugosité topographique (b) dans le nord du parc national de Yellowstone, 2001-2004. Les contours bleu-vert sont les valeurs ajustées des modèles d'activité multi-prédateurs les mieux ajustés (Annexe S7) ; les contours vert clair indiquent où et quand la sélection de l'habitat du wapiti était la plus élevée. Les ellipses gris-noir sont les cinq percentiles supérieurs des valeurs ajustées des modèles de probabilité spatiale d'abattage (Fig. 3) et d'activité diurne des prédateurs (Fig. 4b) ; les petites ellipses noires indiquent où et quand le risque de prédation était le plus élevé. Les barres de l'axe Y indiquent les périodes approximatives de jour (blanc), de nuit (noir) et d'aube/crépuscule (gris) du 15 novembre au 15 avril

## DISCUSSION

La plupart des espèces de proies vivent dans des environnements avec plus d'une espèce de prédateur, mais peu d'études empiriques ont testé les effets simultanés de plusieurs prédateurs sur l'utilisation de l'espace par les proies, en particulier dans les systèmes de vertébrés vivant librement

(Say-Sallaz et al. 2019). Et alors que la plupart des prédateurs présentent des fluctuations prévisibles de leur activité au cours du cycle journalier (Kronfeld-Schor & Dayan 2003), les études précédentes sur les prédateurs multiples n'ont ni mesuré la variation continue de l'activité journalière des prédateurs ni établi de lien avec la sélection de l'habitat des proies comme nous l'avons fait. Ces études ont seulement comparé l'utilisation de l'espace par les proies entre les périodes de jour et de nuit (par exemple, Kotler et al. 1992, Clark et al. 2003, Lone et al., 2017). Cette approche aurait obscurci nos résultats car les schémas d'activité des loups et des cougars étaient des fonctions complexes de l'heure de la journée qui ne correspondaient pas exactement à la dichotomie conventionnelle des **périodes sûres** et **dangereuses**. Pour autant que nous le sachions, notre étude est la première à quantifier comment la variation continue du **risque spatial** (Fig. 3) et de l'activité journalière (Fig. 4) de plus d'un prédateur affecte simultanément la sélection de l'habitat d'une proie partagée. Nos résultats permettent de mieux comprendre l'écologie spatiale des interactions prédateur-proie de deux manières importantes.

**Premièrement**, nous démontrons qu'il est périlleux de supposer que la sélection de l'habitat d'une proie dans un environnement à prédateurs multiples est sensible à une seule espèce de prédateur. Lorsque les loups ont été réintroduits dans le parc national de Yellowstone en 1995-1997 (Bangs & Fritts 1996), ils ont rejoint un système déjà peuplé d'autres prédateurs du wapiti, notamment un nombre croissant de grizzlis (*Ursus arctos*, Kamath et al. 2015) et de cougars (Ruth et al. 2019). Malgré cette diversité de prédateurs, les recherches et commentaires ultérieurs sur l'utilisation de l'espace par les wapitis dans et autour de Yellowstone ont supposé, implicitement ou explicitement, que les loups sont le seul (ou le principal) prédateur auquel les wapitis répondent (par exemple, Ripple & Larsen 2000 ; Laundre et al. 2001 ; Creel et al. 2005 ; Fortin et al. 2005 ; Mao et al. 2005 ; Middleton et al., 2013a, 2013b ; Kohl et al. 2018 ; Cusack et al. 2019). **Notre étude est la première à tester cette hypothèse de longue date, et nos résultats suggèrent qu'elle est fautive.** Nous avons trouvé des preuves solides que la sélection de l'habitat du wapiti était façonnée par le risque de prédation par les loups et les cougars. **Plus précisément, nos meilleurs modèles de sélection de l'habitat des wapitis basés uniquement sur les loups ont donné de mauvais résultats par rapport à nos modèles les mieux ajustés qui incluaient les loups et les cougars mâles** (ouverture :  $\Delta\text{QIC} = 57,0$  ; rugosité :  $\Delta\text{QIC} = 87,7$  ; Annexes S5, S6).

Nous avons également constaté que les cougars mâles, et non les loups, exerçaient la plus forte pression sur la sélection de l'habitat des wapitis. La preuve en est double. Tout d'abord, nos principaux modèles de loup ont reçu beaucoup moins de soutien que nos principaux modèles de cougar mâle (Annexes S5 et S6). **Si nous avons ignoré les effets simultanés des loups et des cougars mâles, nous aurions conclu que les loups n'avaient aucun effet sur la sélection de l'habitat du wapiti.** Ensuite, lorsque nous avons pris en compte ces effets simultanés, nous avons constaté que l'ampleur de l'effet du cougar mâle était de 25 à 80% supérieure à celle de l'effet du loup (Annexe S7). Ces résultats suggèrent qu'une fixation sur les loups dans les systèmes avec cougars pourrait conduire à des conclusions trompeuses sur les causes et les conséquences de la réponse des wapitis au risque de prédation. Ce problème peut s'appliquer à d'autres systèmes multi-prédateurs où une espèce de prédateur est supposée primaire par rapport à une autre.

Nous ne savons pas pourquoi le fort effet du cougar était lié à l'activité des mâles et non des femelles. Le faible soutien des modèles de cougars femelles par rapport aux modèles de l'espace seulement qui excluaient toute activité de prédateur (Annexes S5, S6) suggère que les wapitis étaient

insensibles aux cougars femelles. Pourtant, les modèles qui incluaient des cougars mâles et femelles se classaient en deuxième position après nos modèles les mieux ajustés qui incluaient des cougars mâles et des loups (Annexes S5, S6). Le soutien presque égal de ces modèles en ce qui concerne la rugosité ( $\Delta QIC = 1,9$  ; Annexe S6) indique que nous ne pouvons pas exclure une influence des cougars femelles. Nous nous attendions à une telle influence car les femelles adultes étaient plus de trois fois plus abondantes que les mâles adultes résidents, les femelles avec des chatons avaient un taux de mortalité plus élevé que les mâles (Ruth et al. 2019), et au moins une femelle de notre échantillon avait des chatons. D'autre part, la tendance des femelles, qui sont plus petites que les mâles, à concentrer leur prédation sur les faons de wapitis (Murphy et al. 1998 ; Ruth et al. 2019), ainsi que la possibilité que peu de wapitis munis de colliers radio aient eu un faon au talon en raison de la rareté des faons à l'époque (Proffitt et al. 2014), pourraient avoir diminué la pression des cougars femelles sur la sélection de l'habitat des wapitis.

Notre **deuxième** avancée importante est que nous montrons comment les schémas d'activité journalier des prédateurs fournissent un aperçu crucial de la manière dont les espèces de proies gèrent les menaces de prédateurs multiples. Ces schémas ont clarifié comment il est possible pour une proie d'être à l'abri de plusieurs espèces de prédateurs simultanément. Si nous avions ignoré l'activité journalière des prédateurs, nous aurions conclu, à tort, que le fait d'éviter un prédateur augmentait nécessairement l'exposition à l'autre. Reconnaître que les loups et les cougars chassent dans des endroits différents et à des moments différents a révélé comment les wapitis pouvaient simultanément minimiser les menaces des deux prédateurs. Les déplacements hors de la forêt dans des milieux ouverts pour éviter les cougars, par exemple, n'ont pas entraîné un risque plus important pour les loups et vice versa, car ces prédateurs sont actifs à différents moments de la journée. Les cougars étaient plus actifs la nuit, alors que les loups étaient plus actifs le matin et au crépuscule (Fig. 4), et ces **différences temporelles** permettaient aux wapitis d'utiliser en toute sécurité les zones ouvertes la nuit, lorsque les cougars étaient une menace dans la forêt et que les loups étaient peu menaçants dans les zones ouvertes (Fig 6a). Ainsi, deux défenses contre les prédateurs apparemment contradictoires (sélectionner la végétation ouverte pour éviter les cougars et sélectionner la couverture forestière pour éviter les loups ; Atwood et al. 2009) étaient en fait compatibles après avoir pris en compte l'activité journalière des prédateurs.

La forte sélection de l'habitat du wapiti pour le domaine ouvert la nuit (Fig. 6a) et le domaine plat la nuit (Fig. 6b) a fourni le soutien le plus clair à notre **hypothèse de domaine de chasse vacant**. La nuit (vers 23h00-05h00), les zones les plus ouvertes et les plus plates du paysage étaient en dehors des domaines de chasse des prédateurs à haut risque (90<sup>e</sup> percentile) et à faible risque (50<sup>e</sup> percentile). Lorsque la nuit est devenue le jour, les wapitis ont choisi des zones plus boisées et accidentées en dehors des domaines de chasse au loup à haut risque. Bien que cela comprenne la sélection pour le domaine de forêt diurne vacante, la sélection pour l'ouverture de la végétation était la plus élevée dans les domaines de loup à faible risque. De même, la sélection pour les zones rugueuses était concentrée à la limite du domaine à haut risque pour le loup. Il est possible que les wapitis aient toléré ces zones parce qu'elles correspondaient à des endroits où la probabilité de prédation par le loup était trop faible ( $< 0,05$  ; Fig. 3) pour justifier la sélection de forêts plus denses et de topographies plus accidentées. Ces schémas suggèrent que, dans certains cas, les wapitis ont sélectionné des domaines de chasse qui étaient effectivement vacants plutôt que totalement vacants. Ceci est cohérent avec un animal qui cherche à minimiser le risque de prédation sans sacrifier d'autres activités critiques, comme l'alimentation (Lima 1998b).

Nos résultats sont cohérents avec l'hypothèse du « vide » (Fig. 1b) dans la mesure où la sélection de l'habitat du wapiti était concentrée en dehors des domaines de prédation à haut risque. Les « lacunes » de notre système étaient toutefois fonction de la variation temporelle et spatiale du risque de prédation, et nous les aurions négligées si nous avions ignoré la variation diurne de l'activité des prédateurs. Après avoir pris en compte cette variation, nous n'avons trouvé aucun soutien uniforme pour les hypothèses de « létalité » ou de « mode de chasse » (Fig. 1c-d). En supposant que les loups étaient plus meurtriers et moins prévisibles que les cougars, la sélection des wapitis pour les zones légèrement boisées dans le domaine des cougars (Fig. 6a) était cohérente avec la « létalité » mais pas avec le « mode de chasse », tandis que la sélection des wapitis pour les zones plus plates dans le domaine des loups (Fig. 6b) était cohérente avec le « mode de chasse » mais pas avec la « létalité ».

Il est plausible que les loups aient été plus meurtriers que les cougars au cours de notre étude, étant donné qu'une étude concomitante a montré que les wapitis femelles munies de colliers émetteurs, y compris certaines de notre étude, étaient plus probablement tuées par des loups que par des cougars (Evans et al. 2006). D'autre part, le suivi de la neige et l'observation directe suggèrent que les cougars peuvent être des chasseurs plus efficaces que les loups (Hornocker 1970 ; MacNulty et al. 2012). Le soutien ambigu à l'hypothèse du mode de chasse peut refléter le fait que le mode cursif des loups n'était pas moins prévisible que le mode repérer et suivre/embuscade des cougars dans l'espace (Fig. 3) ou dans le temps (Fig. 4). Néanmoins, la réponse globalement plus forte des wapitis aux cougars est en accord avec la notion générale selon laquelle l'identité du prédateur affecte la **force des réponses** anti-prédateurs en raison des différences dans les traits fonctionnels des prédateurs (Schmitz et al. 2004 ; Preisser et al. 2007). Nos résultats suggèrent que l'effet de l'identité du prédateur peut provenir de différences fonctionnelles entre les prédateurs qui ne sont pas liées à leur prédictabilité spatio-temporelle.

Nos résultats sont largement pertinents pour l'écologie et la conservation car ils révèlent un nouveau mécanisme qui peut atténuer les effets écologiques des prédateurs d'au moins trois façons. **Premièrement**, une espèce de proie qui évite un prédateur sans augmenter son risque pour un autre réduit le potentiel **d'effets synergiques**, où les prédateurs combinés tuent plus de proies que prévu par leurs effets individuels (également appelé facilitation des prédateurs ou augmentation du risque ; Sih et al. 1998 ; McCoy et al. 2012). Bien que les défenses conflictuelles des proies ne soient pas la seule cause de la **prédation synergique** (Sih et al. 1998), nos résultats peuvent contribuer à expliquer pourquoi la prédation synergique est rare dans les systèmes naturels (Schmitz 2007).

**Deuxièmement**, les proies qui peuvent simultanément se nourrir et être à l'abri de plusieurs prédateurs sont moins dépendantes des défenses anti-prédateurs coûteuses en énergie (par exemple, la vigilance, les changements d'habitat) qui réduisent la survie et/ou la reproduction (appelés effets non-consommateurs ou effets de risque). Chez les wapitis que nous avons étudiés, les niveaux élevés de graisse corporelle et les taux de grossesse correspondants (Cook et al. 2004 ; White et al. 2011 ; MacNulty et al. 2016 ; Kohl et al. 2018) étaient cohérents avec l'hypothèse selon laquelle la sélection pour les domaines vacants de nuit ouverte et de nuit plate (Fig. 6a), qui comprenaient les habitats préférés de recherche de nourriture dans les prairies, était suffisante pour compenser les effets des loups et des cougars sur la perte de graisse et le taux de grossesse pendant l'hiver. Cela pourrait expliquer comment les wapitis d'autres populations ont conservé l'accès aux prairies, et pourquoi ils ont également maintenu des niveaux élevés de nutrition et/ou de taux de

gestation au cours de l'hiver malgré la présence de loups et de cougars (Hamlin et al. 2009 ; White et al. 2009 ; Middleton et al. 2013a).

**Troisièmement**, la sélection de domaines vacants, qui permet aux proies de s'alimenter dans des endroits risqués à des moments sûrs, limite la capacité des prédateurs à déclencher des cascades trophiques à médiation comportementale. Dans notre système, de nombreuses études suggèrent que l'augmentation de la croissance de certaines plantes ligneuses à feuilles caduques appétentes (par exemple, le tremble, *Populus tremuloides* ; le saule, *Salix* spp.) est, au moins en partie, attribuable à la réduction de l'herbivorie des wapitis qui évitent les endroits risqués où ils pourraient être tués par les loups (revue par Peterson et al. 2014 ; Beschta & Ripple 2016). Nos résultats suggèrent que ce scénario est peu probable car les loups n'étaient pas le principal prédateur affectant la sélection de l'habitat des wapitis, et ni les loups ni les cougars n'ont exclu les wapitis des endroits à risque. **Au contraire, les wapitis ont maintenu un accès régulier aux endroits à risque pendant les accalmies quotidiennes de l'activité des loups et des cougars.** Cela peut contribuer à expliquer pourquoi de nombreux trembles et saules n'ont pas échappé à l'herbivorie (Kauffman et al. 2010 ; Marshall et al. 2014).

**L'idée maîtresse** de notre étude est que la sélection de l'habitat des proies dans la nature, où presque toutes les espèces de proies sont exposées à de nombreuses espèces de prédateurs distribuées de manière inégale dans l'espace et le temps, est peu susceptible d'être affectée par un seul prédateur dans une seule dimension. Le paradigme classique d'un seul prédateur, dans un seul espace, des interactions spatiales entre prédateurs et proies (Figure 1a) a permis d'obtenir d'excellents résultats. Mais compte tenu de ses limites pour comprendre un système sauvage et spécifique comme le nord du parc national de Yellowstone, nous encourageons les écologistes à poursuivre une compréhension multi-prédateurs et spatio-temporelle des interactions spatiales prédateurs-proies (par exemple, Fig. 2). Une telle approche peut apporter une nouvelle clarté sur les causes et les conséquences de la **réponse spatiale** des proies au risque de prédation.